Osmotischer Wert, Zucker- und Harnstoffpermeabilität einiger Diatomeen

Von Ilse Übeleis

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien) Mit 1 Textabbildung

(Vorgelegt in der Sitzung am 13. Dezember 1956)

Inhalt

	Derre
I. Einleitung	395
II. Material und Methodik	397
III. Osmotische Werte	401
IV. Zuckerpermeabilität.	416
V. Harnstoffpermeabilität	424
VI. Wasserpermeabilität	429
VII. Zusammenfassung	431
Literaturverzeichnis	432

I. Einleitung.

Die Diatomeen nehmen in bezug auf ihre Permeabilitätseigenschaften eine Sonderstellung ein. Schon Cholnoky (1935), Marklund (1936) und Elo (1937) hatten für einige Diatomeen überraschend hohe Zuckerpermeabilität feststellen können. Höfler und Legler (1940) konnten an Diatomeen aus dem Franzensbader Mineralmoor eine sehr rasche Permeierfähigkeit nicht nur für Salze, sondern auch für Zucker nachweisen. Höflers Beiträge zur Protoplasmatik der Diatomeen (1940, 1943) erbrachten weitere Beweise für deren Sonderstellung. Denn bei den untersuchten Arten liegen die Permeabilitätswerte ganz nahe beisammen, d. h. die Permeierfähigkeit ist für alle Stoffe verhältnismäßig hoch; Harnstoff und Zucker permeieren mit gleicher Größenordnung (Höfler 1942, S. 191, 188), wie auch schon Marklund (1936) für Melosira moniliformis (Harnstoff nur 7mal so rasch wie Zucker) und Elo (1937) für Licmophora oedipus (Harnstoff nur 2mal so rasch wie Zucker) feststellen konnten.

Die folgenden Untersuchungen mögen einen kleinen Beitrag liefern, das Verhalten der Diatomeen von verschiedenen Seiten

o ..

her zu beleuchten; denn nur dann ist ein Einblick in die zellphysiologische Eigenart der Diatomeen möglich.

Es wurden die osmotischen Werte von fast 60 Arten verschiedener Standorte zu verschiedenen Jahreszeiten untersucht. Über Untersuchungen von Fettbildung in abgestuft konzentrierten Rohrzuckerlösungen und ihre Abhängigkeit vom Licht und vom Stickstoffgehalt des Lösungswassers wird noch an anderer Stelle berichtet werden. Ausgehend von den auffallenden Untersuchungsergebnissen Marklunds, Elos, Höflers und anderer Autoren über die hohe Zuckerpermeabilität einzelner Diatomeen wurden in der vorliegenden Arbeit Arten verschiedener Standorte daraufhin näher untersucht. Die gleichen Untersuchungen wurden auch mit Harnstoff unternommen. Beobachtungen über die Wasserpermeabilität der Diatomeen möge nur orientierende Bedeutung beigemessen werden. Der Großteil meiner Versuche fällt in die vierziger Jahre.

Die Anregung zu dieser Arbeit stammt von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Karl Höfler, dem ich für das ständige Interesse und Wohlwollen zu großem Dank verpflichtet bin.

Von den nachher erschienenen Arbeiten zur Diatomeenpermeabilität ist wohl am wichtigsten eine Studie von Fischer (1952) über das Verhalten einiger Wattdiatomeen in hypertonischen Lösungen.

Fischer (1952) berichtet eingehend über das Verhalten der Wattdiatomeen in eingeengtem Seewasser und stellt dabei fest, daß bei manchen Arten die Plasmolyse rasch zurückgeht, während bei anderen Arten desselben Standortes nur eine langsame Permeation erfolgt, sogar Dauerplasmolyse eintritt und diese in verschieden hohem Maß vertragen wird. Die untersuchten Arten können Konzentrationserhöhungen in der Wattzone einerseits infolge ihrer hohen Salzpermeabilität durch Salzaufnahme, andererseits durch hohe osmotische Werte oder durch Kombination beider begegnen.

Mit Wattdiatomeen aus der Lagune von Venedig haben sich jüngst auch Höfler, Url und Diskus (1956) beschäftigt. Sie bestätigen die hohe Zuckerpermeabilität und hohe Plasmolyseresistenz für *Licmophora Lyngbyei* (Kütz.) Grün. und *Navicula ostrearia*.

Höfler, Url und Diskus (1956/70) haben Bogens¹ Ansicht, daß der rasche Rückgang der Plasmolyse in Zucker-

¹ Bogen-Follmann 1955, Bogen 1956 a, 1956 b/242, 1956 c/430.

lösung zum Hauptteil durch eine "aktive", unter Energieleistung erfolgende Wasseraufnahme der sich ausdehnenden Protoplasten zu erklären sei, abgelehnt. Es bleibt Höfler überlassen, Bogens Beweisführung zu widerlegen². Wir können im folgenden an der wohlbegründeten Annahme festhalten, daß sich auch während der Rückdehnung die Protoplasten in jedem Moment annähernd im osmotischen Gleichgewicht mit dem umgebenden Plasmolytikum befinden; unter diesen Voraussetzungen ist auch der Schluß aus der Rückgangsgeschwindigkeit der Plasmolyse auf die Zuckerendosmose berechtigt, ja bei so raschem Rückgang, wie er bei den Diatomeen in Zucker oder bei Gentiana in Harnstoff beobachtet wird, muß sogar noch eine raschere Permeation als berechnet angenommen werden, da ja auch Wasser nachrücken muß und Zucker- bzw. Harnstoff- und Wasserpermeabilität in ähnlicher Größenordnung liegen.

II. Material und Methodik.

Bei den vorliegenden Versuchen wurde Wert darauf gelegt, ein möglichst reichhaltiges, nach Standort und Jahreszeit stark variierendes Diatomeenmaterial zu verwenden. Die Bestimmung der einzelnen zu den Versuchen herangezogenen Arten verdanke ich zum Großteil Herrn Dr. Fritz Legler, der zu der Zeit, als die Versuche begannen, Assistent am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien war.

Es folgt nun eine kurze übersichtliche Zusammenstellung der zu den

Versuchen verwendeten Diatomeenarten.

Material I

Standort: Prater — Auftrieb und Bodenschlamm aus dem Heustadlwasser und der großen Lacke in der Nähe der Waldandacht; gesammelt im April und Mai.

Arten: Melosira varians C. A. Ag. Stauroneis phoenicenteron Ehr. Navicula cinta (Ehr.) Kütz. Navicula radiosa Kütz. Navicula oblonga Kütz. Pinnularia maior (Kütz.) Cl. Pinnularia viridis (Nitzsch.) Ehr.

Material II.

Standort Hütteldorf bei Wien - Wienfluß; gesammelt im Dezember, Jänner und wieder im Oktober und November.

Arten: Melosira varians C. A. Ag. Fragilaria capucina Desm. Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabh. Caloneis amphisbaena (Bery) Cl. Navicula cuspidata Kütz. Navicula radiosa Kütz.

² Vgl. Höfler-Url 1957.

Pinnularia maior (Kütz.) Cl.
Pinnularia viridis (Nitzsch.) Ehr.
Amphora ovalis Kütz.
Cymbella lanceolata (Ehr.) Van Heurck
Gomphonema constrictum Ehr.
Nitzschia linearis W. Sm.
Nitzschia sigmoidea (Ehr.) W. Sm.
Cymatopleura solea (Bréb.) W. Sm.
Cymatopleura elliptica (Bréb.) W. Sm.
Surirella robusta Ehr.
Surirella ovata Kütz

Material III.

Standort: Baden bei Wien — Bodenschlamm der Mineralschwimmschule der dortigen Kuranstalt; gesammelt im November, Dezember und Jänner.

Die Temperatur des schwefelhaltigen Wassers betrug tagsüber 21°C. Nachts wurde die Wasserzuleitung aus der Schwefeltherme abgesperrt, so daß die Diatomeen täglich einem Temperaturwechsel von meistens über 20°C unterworfen waren.

Arten: Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabh.

Anomoeoneis sphaerophora (Kütz.) Pfitzer v. typica Navicula cuspidata Kütz. var. ambigua (Ehr.) Čl.

Navicula pygmaea Kütz.

Pinnularia microstauron (Ehr.) Cl. var. Brébissonii (Kütz.) Hust.

Nitzschia tryblionella Hantzsch

Nitzschia tryblionella Hantzsch var. levidensis (W. Sm.) Grun.

Nitzschia hungarica Grun.

Nitzschia vermicularis (Kütz.) Grun.

Surirella ovata Kütz.

Material IV.

Standort: Baden bei Wien — Marienquelle und Schwechat unterhalb der Marienquelle; gesammelt im Dezember, Jänner und März.

Arten: Synedra ulna (Nitzsch.) Ehr.

Navicula cryptocephala Kütz. var. veneta (Kütz.) Grun.

Navicula gracilis Ehr.

Amphora ovalis Kütz.

Nitzschia filiformis (W. Sm.) Hust.

Material V.

Standort: Moosbrunn, östlich von Wien gelegen — Fischa, ein Zufluß der Donau; gesammelt im November.

Arten: Synedra ulna (Nitzsch.) Ehr.

Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabh. Gyrosigma attenuatum (Kütz.) Rabh.

Navicula viridula Kütz.

Navicula hungarica Grun. var. capitata (Ehr.) Cl.

Amphora ovalis Kütz.

Cymbella naviculiformis Auerswald

Cymbella parva (W. Sm.) Cl.

Cymbella lanceolata (Ehr.) V. H.

Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun. Nitzschia linearis W. Sm. Nitzschia sigmoidea (Ehr.) W. Sm. Nitzschia vermicularis (Kütz.) Grün. Cymatopleura solea (Bréb.) W. Sm.

Material VI.

Standort: Moosbrunn, östlich von Wien gelegen — kleiner Bach und Wassergräben zwischen Moosbrunn und Mitterndorf, die dem Entwässerungsgebiet der Fischa angehören; gesammelt im Oktober, November, Dezember, März, April und Juni.

Arten: Synedra ulna (Nitzsch.) Ehr.

Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabh. Gyrosigma attenuatum (Kütz.) Rabh.

Diploneis ovalis (Hilse) Cl.

Stauroneis phoenicenteron Ehr.

Stauroneis anceps Ehr.

Anomoeoneis sphaerophora (Kütz.) Pfitzer

Navicula cuspidata Kütz.

Navicula cryptocephala Kütz.

Navicula viridula Kütz.

Navicula hungarica Grun. var. capitata (Ehr.) Cl.

Navicula radiosa Kütz.

Navicula dicephala (Ehr.) W. Sm.

Navicula oblonga Kütz.

Pinnularia microstauron (Ehr.) Cl.

Pinnularia maior (Kütz.) Cl.

Pinnularia viridis (Nitzsch) Ehr.

Pinnularia nobilis Ehr. Amphora ovalis Kütz.

Cymbella naviculiformis Au., Ehr.

Cymbella ventricosa Kütz.

Cymbella parva (W. Sm.) Cl.

Cymbella lanceolata (Ehr.) V. H.

Nitzschia linearis W. Sm.

Nitzschia sigmoidea (Ehr.) W. Sm.

Nitzschia vermicularis (Kütz.) Grun.

Cymatopleura solea (Bréb.) W. Sm. Cymatopleura elliptica (Bréb.) W. Sm.

Surirella linearis W. Sm.

Surirella robusta Ehr. var. splendida (Ehr.) V. H.

Material VII.

Standort: Salzlachengebiet am Ostufer des Neusiedler Sees — Salzlachen zwischen Krötenlacke und Salzsee bei Illmitz — Mövenlacke und Graben nächst der Einsetzlacke; gesammelt im Jänner und Mai bei Illmitz und im Juni und Oktober in der Mövenlacke.

Arten: Anomoeoneis scuipta (Ehr.) Müll.

Navicula cuspidata Kütz. Navicula radiosa Kütz.

Pinnularia microstauron (Ehr.) Cl.

Pinnularia viridis (Nitzsch) Ehr.

Epithemia turgida (Ehr.) Kütz.

Nitzschia linearis W. Sm.

Nitzschia palea (Kütz.) W. Sm.

Nitzschia sigmoidea (Ehr.) W. Sm.

Surirella ovalis Bréb.

Ökologische Untersuchungen an den Diatomeen dieses Gebietes wurden von Legler (1941 b) ausgeführt.

Material VIII.

Standort: Lunz am See, Niederösterreich; gesammelt: wöchentlich zweimal vom Juli bis Oktober.

a) Lunzer Untersee, Aufwuchs auf Fontinalis antipyretica aus $12\,\mathrm{m}$ Tiefe,

Arten: Eunotia arcus Ehr.

Eunotia pectinals (Kütz.) Rabh.

Eunotia pectinals (Kütz.) Rabh. var. minor (Kütz.) Rabh.

Eunotia Îunaris (Ehr.) Grun. Eunotia gracilis (Ehr.) Rabh. Cocconeis placentula (Ehr.)

b) Aus dem obersten Vegetationsgürtel und der Strandschotterzone des Lunzer Untersees.

Arten: Cocconema sp. Encyonema sp.

c) Grunddiatomeen aus dem Schloßteich.

Arten: Cymbella Ehrenbergii Kütz.

Cymatopleura elliptica (Bréb.) W. Sm.

d) Grunddiatomeen aus dem Kanal.

Arten: Navicula cuspidata Kütz.

Navicula cryptocephala Kütz.

Navicula rhynchocephala Kütz.

Navicula radiosa Kütz.

Pinnularia viridis (Nitzsch) Ehr. Nitzschia sigmoidea (Ehr.) W. Sm.

e) Aus der Litoralzone des Lunzer Obersees.

Arten: Navicula cuspidata Kütz.

Navicula rhynchocephala Kütz.

Navicula radiosa Kütz. Navicula tuscula Ehr.

Pinnularia maior (Kütz.) Cl.

Cymbella Ehrenbergii Kütz.

Was die Kulturbedingungen des Versuchsmaterials betrifft, so wurde darauf geachtet, daß die Materialproben stets kühl aufbewahrt wurden. Für die Versuche in Lunz wurden die Proben im lichten Keller der Biologischen Station, für die Versuche in Wien während der wärmeren Jahreszeit im Kaltwasserbecken, im Winter zwischen den Fenstern des Pflanzenphysiologischen Institutes aufbewahrt.

Für die Untersuchungen verwendete ich volumnormale Lösungen, welche ich mit Standortwasser herstellte. Dies wurde schon aus methodischen Gründen gemacht, weil überall Lösungen in Standortwasser weit weniger schädlich sind als Lösungen in reinem Wasser.

Die Lösungen wurden stets in Serien mit abgestuften Konzentrationen von Rohrzucker oder Harnstoff hergestellt, und zwar: 0.05 - 0.07 - 0.10 - 0.13 - 0.15 - 0.17 - 0.20 - 0.23 - 0.25 - 0.27 - 0.20 - 0.23 - 0.25 - 0.25 - 0.270.30 - 0.33 - 0.35 - 0.37 - 0.40 - 0.45 - 0.50 - 0.55 - 0.60 - 0.60 - 0.65 - 0.60 -0.70 - 0.80 - 0.90 - 1.00 molar.

Die Temperatur der Lösungen betrug 17-21°C in den kühleren Monaten und meist 20-25°C bei den im Sommer untersuchten Arten. Die Versuchsreihen wurden so wie die Materialproben kühl aufbewahrt.

Es sei kurz einiges über die Herstellung der Präparate erwähnt. Ich brachte einen Tropfen, in dem sich reichlich Diatomeenmaterial befand, auf einen Objektträger und saugte mit Fließpapier gerade soviel Wasser ab, daß die Diatomeen nicht austrockneten. Dann setzte ich einen großen Tropfen des Plasmolytikums dazu, stoppte die Zeit, gab sofort ein großes Deckglas auf das Objekt und beobachtete unter dem Mikroskop. Bei genügender Übung konnte ich die oft schon nach wenigen Sekunden eintretende Plasmolyse beobachten. Nach der ersten Beobachtung schloß ich das Präparat mit Paraffinöl luftdicht ab, um eine Änderung der Konzentration des Plasmolytikums zu verhindern. Die Beobachtung der Diatomeen erfolgte sowohl in der Schalen- als auch in der Gürtelbandansicht, da sich wiederholt feststellen ließ, daß in Zellen, in denen sich in der einen Ansicht noch keine Plasmolyse zeigte, in der anderen Ansicht sich schon eine deutliche Abhebung des Protoplasten von der Zellwand beobachten ließ.

Die Angaben der Minutenzahl bedeuten im folgenden immer die Zeit vom Einlegen des Objekts in die Versuchslösung bis zum Zeitpunkt der jeweiligen Untersuchung. Alle Zellmessungen sind in Teilstrichen des Okularmikrometers angegeben. Ein Teilstrich = 2.5μ .

Näheres über die rechnerische Behandlung des Materials ist in den entsprechenden Kapiteln angeführt.

III. Osmotische Werte.

In der Literatur liegen nur wenige Angaben über die Bestimmung des osmotischen Wertes bei Diatomeen vor. O. Müller (1889) hat für *Pinnularia maior* und *Surirella biseriata* einen osmotischen Wert von 0.13-0.15 aegu. NaCl gefunden. An einem Diatomeenmaterial, das aus den ungarischen Natrontümpeln

stammte, konnte Cholnoky (1928) für Gyrosigma acuminatum und Anomoeoneis sculpta feststellen, daß der osmotische Wert des Zellsaftes um etwa 0,29 mol Rohrzucker höher liegt als der des natronhältigen Mediums. Marklund (1936) erzielte bei Melosira sp. mit einer 0,270 GM Rohrzuckerlösung noch Plasmolyse. während Elo (1937) zeigen konnte, daß bei Licmophora oedinus der Zellsaft einen auffallend niedrigen osmotischen Überwert (0,044 und 0,065 GM Rohrzucker) aufweist. Bei Synedra beobachtete L. Bauer (1938) nach Behandlung mit einer 20 % igen Rohrzuckerlösung noch starke Plasmolyse. Untersuchungen, die das Augenmerk nicht auf die Feststellung der absoluten Höhe des osmotischen Wertes der Zelle, sondern vielmehr auf dessen Relation zu dem osmotischen Wert des Mediums legten, wurden von Legler und Schindler (1939) durchgeführt; sie zeigten, daß in dem verwendeten Diatomeenmaterial, das vom Salzlachengebiet am Ostufer des Neusiedler Sees stammte, nämlich bei Mastogloea Smithii und Cymbella pusilla, der osmotische Wert des Zellsaftes um durchschnittlich 0.35 mol Traubenzucker höher liegt als der des Mediums. Was das Diatomeenmaterial aus der Soos bei Franzensbad betrifft, so fand Höfler (1940) für Anomoeoneis sphaerophora (Kütz.) Pfitz., Anomoeoneis bohemica (Ehr.) Legler und Anomoeoneis sculpta (Ehr.) Pfitz. osmotische Überwerte von 0.20—0.25 mol Rohrzucker. Bei A. bohemica bewirkte eine Lösung. die 0,225 mol Rohrzucker im natürlichen, schwach salzhaltigen Standortwasser gelöst enthielt, schwache Grenzplasmolyse. In derselben Veröffentlichung wird auch der osmotische Überwert über das Standortwasser für Navicula cuspidata Kütz. vom Salzlachengebiet am Ostufer des Neusiedler Sees mitgeteilt, welcher auffallend niedrig ist (0.05-0.06 mol Rohrzucker). Um die Frage nach der Beziehung, die zwischen dem osmotischen Wert des Zellsaftes und dem des Milieus besteht, näher zu untersuchen, wurden von Legler (1939) an einer größeren Anzahl von ökologisch gut definierbaren Diatomeenarten Messungen in größerem Maßstabe durchgeführt³. Höfler, Url und Diskus (1956) stellten an den Diatomeen ein und derselben Gesellschaft der Brackwasserzone in der Lagune von Venedig fest, daß der esmotische Überwert für manche Arten klein und für andere wieder groß ist.

³ In seiner im Jahre 1939 erschienenen Veröffentlichung beschränkt sich Legler auf die Mitteilung nur weniger Angaben, während die Veröffentlichung der weiteren Werte für die Zukunft in Aussicht gestellt worden war. Dr. Legler ist vom Kriege nicht zurückgekehrt; wieviel von seinem großen unveröffentlichten Beobachtungsmaterial erhalten ist, weiß man nicht.

Die vorliegenden Versuche setzten sich zum Ziele, neben anderen zellphysiologischen Eigenschaften der Diatomeen auch osmotische Wertbestimmungen an einer größeren Anzahl von Arten durchzuführen. Die Ergebnisse der Versuche, die aus technischen zeitbedingten Gründen wiederholt unterbrochen werden mußten, bedürfen in mancher Hinsicht noch einer Ergänzung. bevor an eine umfassende und abschließende Auswertung gedacht werden kann.

Die Bestimmung des osmotischen Wertes wurde nach der Methode der Grenzplasmolyse einen Tag, nur in wenigen Fällen zwei Tage nach dem Einsammeln durchgeführt. Zur Herstellung der Versuchslösungen wurde Standortwasser verwendet. Dadurch war es möglich, unmittelbar ein Maß für die zwischen Zellsaft und Standortwasser bestehende Druckdifferenz zu erhalten. Bei Süßwasserformen kommt praktisch dieser Differenzwert dem osmotischen Wert der Zelle gleich. Bei Verwendung salzhaltigen Standortwassers dagegen, wie es für das Material aus den Salzlachen östlich des Neusiedler Sees und das aus der Schwefeltherme in Baden zutrifft, bedeuten aber diese Rohrzuckerwerte osmotische Überwerte der Zellsäfte gegenüber dem Medium. Die absoluten osmotischen Werte dieser Formen sind daher merklich höher.

Für die Untersuchungen wurden die Lösungen in den oben angegebenen Konzentrationsabstufungen von im 0,05 mol Rohrzucker verwendet, ohne daß auf eine weitere, noch feinere Abstufung Wert gelegt wurde. Da sich bei den Versuchen zeigte, daß in vielen Fällen individuelle Schwankungen ziemlich deutlich in Erscheinung treten, wurde bei der Festsetzung des für eine Art charakteristischen osmotischen Wertes der folgende Weg eingeschlagen. Es wurde zunächst die höchste noch hypotonische Konzentration, bei der noch keine gesunde Zelle plasmolysiert wurde, dann die plasmolytische Grenzkonzentration und schließlich beim schrittweisen Übergang zu höheren Konzentrationen jener hypertonische Wert ermittelt, bei dem alle gesunden Zellen plasmolysiert waren. Der erste und der letzte Wert wurde nun als Maß für die Grenzen, zwischen denen der osmotische Wert der betreffenden Art schwankt, verwendet; zeigten diese beiden Werte nur geringfügige Abweichungen voneinander, so wurde als Maß für den osmotischen Wert der aus den beiden Werten errechnete Mittelwert gewählt. In den Tabellen bedeutet zum Beispiel 0.10-0.13—0.15 mol Rohrzucker, daß in 0.10 mol Rohrzucker keine Zelle, in 0,15 mol Rohrzucker alle Zellen plasmolysiert sind und die plasmolytische Grenzkonzentration 0,13 mol Rohrzucker beträgt. Liegen die Werte nahe beisammen, d. h. also bei ganz scharfer Grenzbestimmung, ist in der Tabelle nur die eine mittlere Konzentration angegeben. Es sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß auch bei den vorliegenden Versuchen berücksichtigt werden muß, daß zwischen dem plasmolytischen Grenzwert, jenem Konzentrationswert, bei dem Plasmolyse erstmalig eintritt, und jenem tiefer gelegenen Wert, der dem osmotischen Werte der Zelle tatsächlich isotonisch ist, ein Unterschied besteht. Der Umstand, daß zwischen dem osmotischen Wert der Zelle im turgeszenten und im entspannten Zustand zu unterscheiden ist, wie dies bei den höheren Pflanzen der Fall ist, fällt bei den Diatomeen weg, da es bei diesen infolge der starren Kieselschalen keine Turgordehnung gibt.

Im folgenden werden nun die bei den osmotischen Messungen erhaltenen Ergebnisse in Tabellenform wiedergegeben.

Tabelle I. Standort: Prater.

	osmotischer Wert (mol Rohrzucker)	
Melosira varians	(,	
vegetative Zellen	0,20 - 0,215 - 0,23	(27. April)
Zellen kurz nach Teilg.	0,18 - 0,20	(27. April)
Stauroneis		
phoenicenteron Ehr.	0,13 - 0,15 - 0,20	(18. April)
_	0,15 - 0,17 - 0,20	(27. April)
	0,15 - 0,25 - 0,30	(7. Mai)
Navicula cincta	0.15 - 0.25 - 0.30	(7. Mai)
Navicula oblonga	0.09 - 0.13 - 0.15	(18. April)
<u> </u>	0.07 - 0.10 - 0.15	(27. April)
	0.07 - 0.10 - 0.15	(7. Mai)
Navicula radiosa	0.27 - 0.30 - 0.33	(7. Mai)
Pinnularia maior	0.15 - 0.17 - 0.20	(7. Mai)
Pinnularia viridis	0,10 - 0,13 - 0,15	(27. April)
	0,10 - 0,13 - 0,15	(7. Mai)

Tabelle II. Standort: Wienfluß bei Hütteldorf.

Melosira varians	osmotischer Wert (mol Rohrzucker)	
vegetative Zellen	0.15 - 0.18 - 0.20 0.20 - 0.25 - 0.30 0.17 - 0.20 - 0.23	(18. Jänner) (7. Oktober) (15. Oktober)

osmotischer Wert (mol Rohrzucker)

Auxosporen	$\begin{array}{ccccc} 0.17 & - & 0.185 - & 0.20 \\ 0.25 & - & 0.30 & - & 0.35 \\ 0.25 & - & 0.30 & - & 0.33 \end{array}$	(15. Oktober) (24. Oktober) (6. November)
Fragilaria capucina	$\begin{array}{ccccc} 0,10 & - & 0,15 & - & 0,17 \\ 0,05 & - & 0,10 & - & 0,15 \\ 0,10 & - & 0,20 & - & 0,25 \end{array}$	(18. Jänner) (7. Oktober) (6. November)
Gyrosigma acuminatum	0.10 - 0.15 - 0.20 0.10 - 0.15 - 0.20	(24. Oktober) (6. November)
Caloneis amphisbaena	0.23 - 0.25 - 0.30 0.25 - 0.27 - 0.30	(24. Oktober) (6. November)
Navicula cuspidata	0,10 - 0,15 - 0,20	(24. Oktober)
Navicula radiosa	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	(14. Dezember)(7. Oktober)(9. Oktober)(24. Oktober)(6. November)
Pinnularia maior	$\begin{array}{c} 0.13 \$	(14. Dezember) (18. Jänner) (6. Oktober) (9. Oktober) (23. Oktober) (6. November)
Pinnularia viridis	$\begin{array}{cccccc} 0.15 & - & 0.17 & - & 0.20 \\ 0.12 & - & 0.14 & - & 0.17 \\ 0.15 & - & 0.20 & - & 0.23 \end{array}$	(14. Jänner) (18. Jänner) (24. Oktober)
Amphora ovalis	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	(14. Jänner) (7. Jänner) (18. Jänner) (7. Oktober) (9. Oktober) (24. Oktober) (6. November)
Cymbella lanceolata	$\begin{array}{ccccc} 0.15 & & 0.20 & & 0.23 \\ 0.15 & & 0.20 & & 0.25 \\ 0.15 & & 0.17 & & 0.20 \end{array}$	(18. Jänner) (24. Oktober) (6. November)
Gomphonema constr.	0.27 - 0.30 - 0.33 0.25 - 0.27 - 0.30	(24. Oktober) (28. Mai)

Osmotischer Wert (mol Rohrzucker)

Nitzschia linearis	$\begin{array}{c} 0,15 \ 0,17 \ 0,20 \\ 0,27 \ 0,30 \ 0,35 \\ 0,15 \ 0,17 \ 0,20 \\ 0,20 \ 0,25 \ 0,30 \end{array}$	(18. Jänner) (7. Oktober) (24. Oktober) (6. November)
Nitzschia sigmoidea	0.07 - 0.10 - 0.15 0.10 - 0.13 - 0.15 0.15 - 0.17 - 0.20 0.10 - 0.15 - 0.20	(7. Oktober) (9. Oktober) (24. Oktober) (6. November)
Cymatopleura solea .	0.15 - 0.17 - 0.20 0.20 - 0.23 - 0.25	(24. Oktober) (6. November)
Cymatopleura elliptica	0.25 - 0.26 - 0.27 0.25 - 0.27 - 0.30	(18. Jänner) (6. November)
Surirella robusta	0,27 - 0,30 - 0,35	(6. November)
Surirella ovata	0.17 - 0.20 - 0.23 0.20 - 0.23 - 0.25	(18. Jänner) (6. November)
Arabana.		

Anhang:

Melosira varians (Standort unbekannt)	Osmotischer Wert (mol Rohrzucker)	
breite Zellfäden schmale Zellfäden	0.17 - 0.20 - 0.23 0.20 - 0.23 - 0.25	(10. Oktober) (10. Oktober)
Auxosporen	0,17 - 0,185 - 0,20	(10. Oktober)

Tabelle III. Standort: Baden bei Wien - Mineralschwimmschule.

	Osmotischer Überwert (mol. Rohrzucker)	
Gyrosigma acuminatum	0,17 - 0,20 - 0,25	(11. November)
	0,17 - 0,185 - 0,20	(17. November)
	0,17 - 0,185 - 0,20	(16. Dezember)
Anomoeoneis sphaero-		
phora typica .	0,17 — 0,185— 0,20	(11. November)
	0.17 - 0.185 - 0.20	(17. November)
	0,23 - 0,25 - 0,27	(16. Dezember)
	0,17 - 0,185 - 0,20	(10. Jänner)
Navicula cuspidata		
var. ambigua	0,23 - 0,24 - 0,25	(11. November)
_	0,17 - 0,20 - 0,23	(17. November)
	0,20 — 0,215— 0,23	(16. Dezember)

	Osmotischer Überwert (mol Rohrzucker)	
Navicula pygmaea	0.27 - 0.30 - 0.33	(11. November)
1,0	0.20 - 0.24 - 0.27	(17. November)
	0,20 - 0,24 - 0,27	(16. Dezember)
	0.27 - 0.33 - 0.37	(10. Jänner)
Pinnularia micro-	,	,
stauron Brébissonii	0,25 - 0,27 - 0,30	(11. November)
	0,23 - 0,25 - 0,30	(17. November)
	0,25 - 0,27 - 0,30	(16. Dezember)
	0,33 - 0,34 - 0,35	(10. Jänner)
Nitzschia tryblionella	0,23 - 0,25 - 0,27	(11. November)
	0,23 - 0,25 - 0,27	(17. November)
	0,23 - 0,25 - 0,27	(16. Dezember)
	0,23 - 0,24 - 0,25	(10. Jänner)
Nitzschia tryblionella		(37 ·)
var. levidensis	0.23 - 0.25 - 0.27	(11. November)
	0.23 - 0.25 - 0.27	(17. November)
	0.23 - 0.25 - 0.27	(16. Dezember)
AT'. 1 . 1	0.25 - 0.26 - 0.27	(10. Jänner)
Nitzschia hungarica	0.23 - 0.25 - 0.27	(11. November)
	0.23 - 0.25 - 0.27	(17. November)
	0.25 - 0.27 - 0.30	(16. Dezember)
N:4	0.33 - 0.35 - 0.37	(10. Jänner)
Nitzschia vermicularis	0.10 - 0.15 - 0.20	(11. November)
Surirella ovata	0,27 - 0,30 - 0,33	(10. Jänner)
Tabelle IV a. Standor		- Marienquelle.
Nitzschia filiformis	Osmotischer Überwert	
	(mol Rohrzucker)	(16 Domandan)
lange Zellen kurze Zellen	0.23 - 0.24 - 0.25 0.25 - 0.26 - 0.27	(16. Dezember) (16. Dezember)
beide	0.25 - 0.26 - 0.27 0.23 - 0.24 - 0.25	
beide	0,23 = 0,24 = 0,25	(10. Jänner)
Tabelle IV b. Standort: Baden bei Wien — Schwechat unterhalb der Marienquelle.		
	Osmotischer Überwert	
	(mol Rohrzucker)	

Nitzschia linearis

Für Nitzschia tryblionella bestimmte ich am ersten und am fünften Tag nach dem Einsammeln des Materials den osmotischen Wert. Es ergab sich ein Absinken des Wertes von 0,25—0,27 mol Rohrzucker am ersten Tag, auf 0,23—0,25 mol Rohrzucker am fünften Tag.

Tabelle V Standort: Moosbrunn — Fischa.

Osmotischer Wert

(mol Rohrzucker) (12. November) Synedra ulna 0.15 - 0.17 - 0.200.13 - 0.14 - 0.15(12. November) Gyrosigma acuminatum Gyrosigma attenuatum 0.07 - 0.10 - 0.13(12. November) Navicula viridula 0.17 - 0.185 - 0.20(12. November) Navicula hungarica var. capitata 0.25 - 0.27 - 0.30(12. November) 0.15 - 0.16 - 0.17Amphora ovalis (12. November) 0.23 - 0.24 - 0.25Cymbella naviculiformis (12. November) 0.23 - 0.24 - 0.25(12. November) Cymbella parva Cymbella lanceolata 0.23 - 0.24 - 0.25(12. November) Hantzschia amphioxys 0.17 - 0.20 - 0.23(12. November) Zellen kurz nach Teilg. 0.15 - 0.16 - 0.17(12. November)

vegetat. Zellen 0.17 - 0.20 - 0.23 (12. November) Zellen kurz nach Teilg. 0.15 - 0.17 - 0.20 (12. November)

Nitzschia sigmoidea ... 0.17 - 0.185 - 0.20 (12. November) Nitzschia vermicularis 0.13 - 0.15 - 0.17 (12. November)

Tabelle VI. Standort: Moosbrunn — Bach und Gräben zwischen Mitterndorf und Moosbrunn.

Osmotischer Wert (mol Rohrzucker) 0.17 - 0.20 - 0.23(9. Dezember) Synedra ulna 0.15 - 0.17 - 0.20(10. Dezember) 0.20 - 0.23 - 0.25(21. April) Gyrosigma acuminatum 0.07 - 0.085 - 0.10(28. Oktober) 0.07 - 0.10 - 0.13(12. November) 0.15 - 0.17 - 0.20(10. Dezember) 0,17 - 0,185 - 0,20(17. Juni) 0.07 - 0.085 - 0.10(12. November) Gyrosigma attenuatum 0,15 - 0,17 - 0,20(10. Dezember) 0.15 - 0.17 - 0.20(17. Juni)

	Osmotischer Wert (mol Rohrzucker)	
Diploneis ovalis Stauroneis phoeni-	0,25 — 0,27 — 0,30	(28. Oktober)
centeron	0.17 - 0.185 - 0.20 0.17 - 0.185 - 0.20	(12. November) (17. Juni)
Stauroneis anceps	0,23 - 0,25 - 0,27	(12. November)
Anomoeoneis sphaero- phora	0.25 - 0.27 - 0.30 $0.20 - 0.23 - 0.25$	(10. Dezember) (17. Juni)
Navicula cuspidata	0.15 - 0.17 - 0.20 0.13 - 0.14 - 0.15 0.17 - 0.20 - 0.23	(28. Oktober) (12. November) (17. Juni)
Navicula viridula	0.17 - 0.185 - 0.20 0.17 - 0.20 - 0.23 0.15 - 0.17 0.15 - 0.17 - 0.20	(12. November) (10. Dezember) (12. Dezember) (9. Dezember)
Navicula hungarica var. capitata	0,25 - 0,30 - 0,33 0,23 - 0,25 - 0,30 0,25 - 0,30 - 0,33	(28. Oktober) (10. Dezember) (21. April)
Navicula radiosa	0,25 — 0,27 — 0,30	(28. Oktober)
Navicula dicephala	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	(9. Dezember) (10. Dezember) (17. Juni)
Pinnularia microstauron	0,17 — 0,185— 0,20	(17. Juni)
Pinnularia maior	0.25 - 0.27 - 0.30 0.27 - 0.30 - 0.35	(28. Oktober) (12. November)
Zellen kurz nach Teilg.		(12. November) (12. November) (17. Juni) (18. November)
Pinnularia viridis	0.25 - 0.27 - 0.30 0.27 - 0.285 - 0.30	(28. Oktober) (12. November)
Pinnularia nobilis	0,20 — 0,23 — 0,25	(28. Oktober)
Amphora ovalis	0,27 - 0,30 - 0,33 0,15 - 0,16 - 0,17	(28. Oktober) (12. November)
Zellen kurz nach Teilg.		(12. November) (17. Juni)

Osmotischer Wert (mol Rohrzucker)

Cymbella naviculiformis	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	(12. November) (9. Dezember) (10. Dezember)
Cymbella ventricosa	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	(27. Oktober) (18. November) (9. Dezember) (10. Dezember) (21. April)
Cymbella parva	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	(12. November)(9. Dezember)(10. Dezember)
Cymbella lanceolata	0,23 - 0,24 - 0,25 0,20 - 0,25 - 0,27	(12. November) (21. April)
Nitzschia linearis	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	(28. Oktober) (12. November) (10. Dezember)
Nitzschia sigmoidea.	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	(28. Oktober) (12. November) (9. Dezember) (10. Dezember) (17. Juni)
Nitzschia vermicularis	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	(12. November)(10. November)(9. Dezember)(10. Dezember)
Cymatopleura solea .	0.25 - 0.27 - 0.30 0.20 - 0.25 - 0.27	(28. Oktober) (10. November)
mit hellen Plastiden mit dunklen Plastiden	0.20 - 0.23 - 0.25	(12. November) (12. November) (17. Juni) (21. April)
Cymatopleura elliptica	$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	(28. Oktober) (12. November) (17. Juni)
Surirella linearis	0,17 — 0,185— 0,20	(12. November)
Surirella robusta var. splendens	0,17 0,20 0,23	(12. November)

Tabelle VII. Standort: Neusiedler See — Salzlachen.

Osmotischer Überwert

	(mol Rohrzucker)	
Anomoeoneis sculpta.	0.25 - 0.27 - 0.30 0.27 - 0.30 - 0.33 0.37 - 0.39 - 0.40	(22. Mai) (14. Oktober) (13 Tage nach d. Einsammeln,
Navicula cuspidata	0,25 — 0,27 — 0,30	27. Oktober) (22. Mai)
Navicula radiosa	0,33 - 0,35 - 0,37	(14. Oktober)
Pinnularia microstauron	0.23 - 0.25 - 0.30	(15. Mai)
	0.27 - 0.30 - 0.33	(22. Mai)
	0,15 - 0,17 - 0,20	(2. Juni)
Pinnularia viridis	0.23 - 0.27 - 0.30	(15. Mai)
	0.23 - 0.25 - 0.27	(22. Mai)
	0,15 - 0,17 - 0,20	(2. Juni)
Epithemia turgida.	0.17 - 0.23 - 0.25	(27. Jänner)
Nitzschia linearis	0,20 - 0,25 - 0,30	(15. Mai)
	0,25 - 0,27 - 0,30	(22. Mai)
Nitzschia palea	0,20 - 0,23 - 0,25	(15. Mai)
Nitzschia sigmoidea.	0,20 - 0,25 - 0,27	(15. Mai)
	0,15 - 0,20 - 0,25	(22. Mai)
	0,13 - 0,20 - 0,25	(28. Mai)
Surirella ovalis	0,20 - 0,23	(27. Jänner)
	0,20 - 0,25 - 0,27	(15. Mai)

Tabelle VIII a. Standort: Lunz am See — Untersee, Fontinalisaufwuchs aus 12 m Tiefe.

CV CL	I W delle das 12 III 11010.	
	Osmotischer Wert (mol Rohrzucker)	
Eunotia sp.	0,20 - 0,215 - 0,23	(6. Juni)
-	0,17 - 0,185 - 0,20	(10. Juli)
	0.13 - 0.15 - 0.20	(20. August)
	0,15 - 0,18 - 0,20	(9. September)
	0,17 - 0,20 - 0,23	(11. September)
	0,15 - 0,20 - 0,23	(21. September)
	0,20 - 0,23 - 0,27	(24. September)
	0,17 - 0,20 - 0,23	(6. Oktober)
Cocconeis placentula	0,20 - 0,23 - 0,25	(6. Juni)
-	0,17 - 0,185 - 0,20	(10. Juli)
	0.13 - 0.15 - 0.17	(6. Oktober)

Tabelle VIII b. Standort: Lunz am See — Untersee, oberster Vegetationsgürtel und Strandschotterzone.

Osmotischer Wert (mol Rohrzucker)

Cocconema sp.	0,27 - 0,285 - 0,30	(19. Juli)
Encyonema sp	0.27 - 0.30 - 0.33	(19. Juli)

Tabelle VIII c. Standort: Lunz am See — Schloßteich.

Osmotischer Wert (mol Rohrzucker)

Cymbella Ehrenbergi	0,13 - 0,15 - 0,20	(6. Juli)
Cymatopleura elliptica	0,15 - 0,17 - 0,20	(6. Juli)

Tabelle VIII d. Standort: Lunz am See — Kanal.

Osmotischer Wert (mol Rohrzucker)

Navicula cuspidata	0,20 —	0,23 - 0,25	(18. November)
Navicula cryptocephala	0,23 —	0,30 - 0,33	(18. November)
Navicula rhynchocephala	a 0,20 —	0,27 - 0,30	(18. November)
Navicula radiosa	0,20 —	0,25 - 0,27	(18. November)
Pinnularia viridis	0,23 —	0,25 - 0,27	(18. November)
Nitzschia sigmoidea.	0,20 —	0,23 - 0,25	(18. November)

Tabelle VIII e. Standort: Lunz am See — Litoralzone des Obersees.

Osmotischer Wert (mol Rohrzucker)

Navicula cuspidata	0,30	_	0,33 —	0,35	(13. Oktober)
Navicula rhynchocephala	0,27		0,285—	0,30	(13. Oktober)
Navicula radiosa	0,33		0,34 —	0,35	(13. Oktober)
Navicula tuscula	0,27		0,285—	0,30	(13. Oktober)
Pinnularia maior .	0,30	_	0,315—	0,33	(13. Oktober)
Cymbella Ehrenbergi	0,25		0,27 —	0,30	(13. Oktober)

Die graphische Darstellung zeigt die Häufigkeit der osmotischen Werte in den verschiedenen Rohrzuckerkonzentrationen. Dabei erscheint jede Art nur mit ihrem osmotischen Durchschnittswert in der Statistik auf (Abb. 1).

Es sollen nun einige allgemeine Fragen erörtert werden, die sich aus den angeführten Untersuchungen ergeben.

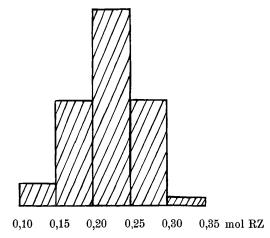


Abb. 1. Untersuchte Arten und ihre osmotischen Durchschnittswerte.

Da die Plasmolytika mit Standortwasser hergestellt wurden, gestatten die Ergebnisse einen Vergleich der Formen von verschiedenen Standorten, vor allem unter Berücksichtigung der Überwerte, wobei nur bei Salzformen die Überwerte von den osmotischen Werten wesentlich abweichen werden.

Die Gesamtheit der osmotischen Werte der Diatomeen ergibt annähernd die aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung bekannte Binominalkurve.

Die Höhe der osmotischen Überwerte liegt bei den hier untersuchten Arten zwischen 0,08 und 0,37 mol Rohrzucker, am häufigsten aber zwischen 0,15 und 0,30, das sind 4—8 Atmosphären. Die absoluten osmotischen Werte liegen bei den Süßwasserformen ungefähr ebenso hoch, bei den Salzwasserformen jedoch höher.

Wie aus den angeführten Tabellen hervorgeht, besitzen die Diatomeen keine große Variationsbreite der osmotischen Werte. Bei den Blütenpflanzen ein und derselben Pflanzengesellschaft finden wir weitaus größere Unterschiede der osmotischen Werte als hier. Es ist damit nicht gesagt, daß die einzelnen Arten in bezug auf die Höhe ihres osmotischen Wertes sehr stabil wären. So treten bei manchen Formen mäßig große Unterschiede zwischen den einzelnen Werten auf, wie zum Beispiel bei Amphora ovalis, Navicula cuspidata, Navicula radiosa, Pinnularia maior u. a., während die Werte bei anderen Arten nur in ganz engen Grenzen schwanken, wie zum Beispiel bei Nitzschia tryblionella, Nitzschia

vermicularis, Nitzschia filiformis, Gyrosigma attenuatum, Navicula viridula u. a. Es sei auch darauf hingewiesen, daß aerophile Diatomeen noch nicht in den Kreis meiner Beobachtungen einbezogen wurden. In der Literatur liegen darüber auch noch keine Angaben vor.

So wie man stenohaline und euryhaline Arten (Kolbe) unterscheidet, so kann man auch steno- und euryosmotische Arten unterscheiden. Solche stenoosmotische Arten sind die von mir beobachteten Nitzschia tryblionella, Navicula viridula, Cymbella lanceolata, Cymbella naviculiformis, Cymbella ventricosa, Gyrosigma attenuatum u. a. Beispiele für mittlere Amplitude sind zum Beispiel Melosira varians, Gyrosigma acuminatum, Pinnularia microstauron, Pinnularia maior, Pinnularia viridis u. v. a., während mir eigentliche euryosmotische Formen noch nicht bekanntgeworden sind. Vielleicht gibt es solche im Meer- oder Brackwasser.

Beim Vergleich der osmotischen Überwerte von Diatomeen aus den schwefelhaltigen Gewässern Badens mit solchen von Süßwasserformen ergeben sich keine besonderen Unterschiede. Auch die Mehrzahl der Arten aus den Salzlachen am Ostufer des Neusiedler Sees weichen bemerkenswerterweise in der Höhe ihrer osmotischen Überwerte nicht wesentlich von denen des Süßwassers ab. Man sollte eigentlich höhere Werte für Salzwasserformen erwarten. Höfler (1939) hat bei Navicula cuspidata Kütz, aus dem Salzlachengebiet des Neusiedler Sees einen osmotischen Überwert von nur 0.05-0.06 mol Rohrzucker gefunden. Bei dem angewendeten Meßverfahren finden nur die osmotischen Überwerte Beachtung, da ja die plasmolysierende Zuckerlösung grundsätzlich nur in salzhaltigem Standortwasser hergestellt wurde. Zieht man in Betracht, daß das Salz, im besonderen NaCl, durch das Plasma der geprüften halophilen Diatomeen (anders in Moosbrunn) sehr rasch permeiert, so muß angenommen werden, daß die Salzkonzentration im Milieu und im Zellsaft ungefähr ausgeglichen ist. Daher entsprechen die in der Zelle produzierten eigenen Stoffe da und dort ungefähr gleichen osmotischen Konzentrationen. Aus dieser Permeierfähigkeit der Salze geht auch die Unmöglichkeit hervor, an Salzdiatomeen in reiner Zuckerlösung osmotische Bestimmungen durchzuführen, weil dort während des Versuches alsbald zu große Mengen des Salzes exosmieren müßten, so daß die osmotischen Werte wesentlich gedrückt würden.

Hervorgehoben seien noch ganz besonders niedrige osmotische Werte. Elo (1937) hat zuerst die ganz niederen osmotischen Werte an *Licmophora oedipus* aus dem Brackwasser des Bottnischen Meerbusens beobachtet. Höfler (1939) gibt für Navicula cuspidata vom Salzlachengebiet des Neusiedler Sees einen osmotischen Überwert von 0,05—0,06 mol Rohrzucker an. Ich fand nur gelegentlich solche niedere Werte, so für Gyrosigma attenuatum und Gyrosigma acuminatum einen osmotischen Wert von 0,085 mol Rohrzucker.

Wie man aus den obigen Tabellen entnehmen kann, finden jahreszeitliche Schwankungen der osmotischen Werte der Diatomeen statt. Es werden auch zu verschiedenen Zeiten die Schwankungsbereiche verschieden groß sein. Doch halte ich meine Erfahrungen noch nicht für umfassend genug, hier ein endgültiges Urteil zu fällen. In meinen Untersuchungen lagen die Maxima der osmotischen Werte nicht bei allen Arten in der gleichen Jahreszeit. Doch läßt sich schon aus den wenigen Angaben ersehen, daß die Maxima mehr in den Spätherbst und Winter, seltener in das Frühjahr beziehungsweise in den Sommer fallen. Ähnliche jahreszeitliche Schwankungen der osmotischen Werte konnte Will-Richter an Lebermoosen beobachten (1949). Auffallend sind die an Amphora ovalis und Nitzschia sigmoidea beobachteten plötzlichen Änderungen der osmotischen Überwerte im Spätherbst. Sie hängen wahrscheinlich mit dem Kälteeinbruch zusammen. Systematische Untersuchungen lagen nicht in meinem Plan. Ein Maximum im Oktober zeigte Nitzschia sigmoidea aus Moosbrunn; ein Maximum im Winter beobachtete ich bei Pinnularia maior ebenfalls aus Moosbrunn. Auffallend ist bei Cocconeis placentula, einer Aufwuchsform des Lunzer Untersees aus 12 m Tiefe, der relativ hohe osmotische Wert im Sommer.

Aufgabe weiterer Untersuchungen muß es sein, die Jahreszyklen der osmotischen Werte für einzelne Arten festzustellen. Es werden sich viele Formen als typische Sommer- oder Winterformen charakterisieren lassen. Sicherlich spielt bei dieser Unterscheidung nicht nur die Temperatur, sondern auch die davon abhängigen chemischen und physikalischen Umweltsbedingungen, die ihrerseits die osmotische Einstellung der Diatomeen bedingen (K o l b e), und außerdem wohl auch der autonome Jahreszyklus der einzelnen Arten eine Rolle.

Manche Diatomeen zeigten am selben Standort eine gewisse Beständigkeit in der Höhe ihres osmotischen Wertes, während diese von Standort zu Standort verschieden groß waren, wie zum Beispiel Navicula cuspidata.

Ein leichtes Ansteigen der osmotischen Werte findet wahrscheinlich bei ungünstigen Kulturbedingungen statt. Dafür sprechen Beobachtungen an länger kultiviertem Material, wie zum Beispiel bei Nitzschia tryblionella. Bei Salzwasserformen sah ich mehrfach den osmotischen Wert in offenen Kulturen nach längerem Stehen ansteigen. Die Ursache hiefür liegt wohl einfach darin, daß durch die Verdunstung des Kulturwassers die Konzentration desselben steigt und sich die Diatomeen diesen veränderten Lebensbedingungen genau so anpassen wie in der Natur beim Austrocknen einer Salzlacke in der heißen Jahreszeit. Ein Beispiel bildet Anomoeoneis sculpta vom Neusiedler See-Gebiet. Der osmotische Wert betrug nach dem Einsammeln 0,27—0,30 mol Rohrzucker und nach 14 Tagen 0,39 mol Rohrzucker.

Das osmotische Verhalten von *Cymatopleura solea*, bei der Zellen mit dunkler gefärbten Chromatophoren einen höheren osmotischen Wert (0,25—0,27 mol Rohrzucker) hatten als solche mit hellen Chromatophoren (0,20—0,25 mol Rohrzucker), weist wohl auf einen besseren Ernährungszustand der dunklen Zellen hin.

Unterschiede in den osmotischen Werten traten, wie schon frühere Autoren beobachtet hatten, zwischen normalen Zellen und solchen, die in Teilung begriffen waren, auf. Meist sind bei letzteren die osmotischen Werte um 0,01—0,035 mol Rohrzucker herabgesetzt, so zum Beispiel bei Melosira varians, Hantzschia amphioxys, Pinnularia maior und Amphora ovalis.

IV. Zuckerpermeabilität.

Schon mehrfach hat die hohe Zuckerpermeabilität des Protoplasmas der Diatomeen das Interesse der Zellphysiologen geweckt. Cholnoky (1935) hatte schon an Melosira einen raschen Rückgang der Zuckerplasmolyse beobachtet, ohne die Verhältnisse quantitativ zu verfolgen. Marklund (1936) hat die hohe Zuckerpermeabilität in Melosira moniliformis genauer untersucht und sie als erster auch zahlenmäßig festgehalten. Er fand für die Permeationskonstante P' einen Wert von 0.55/Rohrz. Dieser Wert ist im Vergleich mit solchen von Zellen anderer Pflanzengruppen sehr hoch. Es sei als Beispiel die Permeationskonstante für Zucker der von Höfler (1934) untersuchten Majanthemum bifolium angeführt, welche 0.002 beträgt, oder die für Spirogyra, welche Elo (1937) mit 0,0051 angibt. Hofmeister (1942) hat aus der Literatur Permeationswerte der verschiedensten Objekte tabellarisch zusammengefaßt. Noch auffallender als bei Melosira moniliformis ist der hohe Wert der Permeationskonstanten P' von Licmophora oedipus, welcher nach Elo (1937) für Saccharose 1,4 beträgt. Höfler (1940 und 1943) hat für Pinnularia sudetica einen P'-Wert von 0,36/Trz., für Anomoeoneis sculpta 0,66/Trz., für

Anomoeoneis bohemica 1,20/Trz. und für Pinnularia microstauron 0.94/Trz. gefunden.

Mit der Permeabilität von Meeresalgen bzw. Algen der Wattzone befassen sich die Arbeiten von H. Fischer (1952) und Höfler, Url, Diskus (1956). Fischer stellte fest, daß es hochpermeable und gleichzeitig salzresistente Wattdiatomeen gibt und solche mit hohen osmotischen Werten, bei denen Plasmolyse leicht "steckenbleibt" und diese dann in verschieden hohem Maße ertragen wird.

Höfler, Url und Diskus (1956) beobachteten die Ausdehnung der Protoplasten, die zeichnerisch festgehalten wurde und auf Grund von Planimetrierung eine zahlenmäßige Auswertung zuließe. Auf letztere wurde aber von den Autoren noch verzichtet. Die Versuche lassen auf eine rasche Permeation der Glukose etwa von der Größenordnung der schon oben erwähnten Arten schließen.

Von mir wurden nur Zuckerkonzentrationen verwendet, die von den untersuchten Arten einwandfrei ertragen wurden. Als Beispiel eines Plasmolyseverlaufes in Rohrzucker wähle ich Anomoeoneis sphaerophora aus der Mineralschwimmschule in Baden. Zellen dieser Art zeigten in einer 0,25 molaren Rohrzuckerlösung nach 26 Sekunden bereits Plasmolyseeintritt. In der Gürtelbandansicht löste sich der Protoplast in allen 8 Zellecken von der Zellwand, so daß der Protoplast durch zwei dicke Plasmastränge zwischen den zwei gegenüberliegenden Stellen des Gürtelbandes ausgespannt erschien. Mit fortschreitender Plasmolyse wurden diese Stränge immer länger und dünner. Gleichzeitig wurden auch in der Schalenansicht konkave Buchten an den Breitseiten der Zelle sichtbar. Nach fünf Minuten betrug die Länge des Protoplasten ohne die Plasmastränge l₁ = 29 Strich des Okularmikro meters, die Zellänge h = 35 und die Zellbreite b = 8 Strich. Der Protoplast rundete sich an dem einen Zellende vollkommen ab, am anderen Ende blieb der Plasmafaden erhalten. Diese merkwürdige Asymmetrie habe ich bei hunderten Zellen in verschiedenen Konzentrationen beobachten können⁴. Nach achteinhalb Minuten trat bei der beschriebenen Zelle vollkommene Konvexplasmolyse ein. Nach 9 Minuten betrug $l_2 = 29$, nach 13 Minuten $l_3 = 29$. Nun setzte die Rückdehnung ein. Nach 15 Minuten betrug l. = 30, nach 17.5 Minuten $l_5 = 32$ und nach 30 Minuten war die Zelle deplasmolysiert (l₆ = 35). Bei Beobachtung nach weiteren 30 Minuten, das

⁴ Ein anderer Fall von Asymmetrie begegnete mir durchwegs an Pinnulariazellen aus dem Wiener Prater, wo ich stets nur in der einen Zellhälfte eine große Fettkugel fand, während die andere Zellhälfte keinen oder nur einen ganz kleinen Fetttropfen besaß.

sind 60 Minuten nach dem Einlegen in die Zuckerlösung, bewegte sich diese Zelle und führte auch nach 17 Stunden noch Kriechbewegungen aus. Auch alle anderen Zellen dieser Art führten zu demselben Zeitpunkt lebhafte Eigenbewegungen aus, ein Beweis, daß sich in dieser Hinsicht die von mir beobachtete Zelle von allen übrigen Zellen nicht unterschied. Nach 24 Stunden krochen alle Zellen. Ihre Chromatophoren reichten bis in die knopfigen Zellenden. Am 2. Tag nach dem Einlegen in die Zuckerlösung bewegten sich zwar die Zellen, doch waren ihre Chromatophoren etwas verkürzt.

Es folgt nun einiges Allgemeines über Zuckerpermeabilität und über die Berechnung derselben. Ich bestimmte die Zuckerpermeabilität an plasmolysierten Zellen aus der Rückdehnungsgeschwindigkeit der Protoplasten, welche ein Maß für die Geschwindigkeit der Endosmose und somit auch ein Maß für die Permeabilität ist⁵.

Ungünstig für deren Bestimmung ist die komplizierte Gestalt der Diatomeenzellen bzw. -protoplasten. Es lassen sich die Zellvolumina und die meist unregelmäßigen Plasmolyseformen der Protoplasten nicht so einfach und genau messen. Ich habe mich daher begnügt, nach Höfler (1943) die Permeationskonstanten annäherungsweise aus dem osmotischen Wert der Zelle, der Deplasmolysezeit in einer bestimmten Konzentration des Plasmolytikums zu berechnen. Hofme ister (1948) hat diese Methode noch ausgebaut. In der Zeit tist (C—O) mol, in einer Stunde $\frac{60(C-O)}{t}$ mol (= M) endosmiert, wobei t die Deplasmolysezeit, C die Konzentration des Plasmolytikums und O den osmotischen

Wert der Zelle bedeutet. Wenn man annimmt, daß Zucker im normalen Zellsaft nicht vorhanden ist, beträgt das Rohrzuckergefälle zu Beginn C, im Moment der Deplasmolyse C — O, im Durchschnitt also $\frac{C+O}{2}$. Die Stundenaufnahme, bezogen auf dieses

Rohrzuckergefälle, ergibt annähernd die Permeationskonstante P' $P' = \frac{M}{C-c}$, wobei c die jeweilige Konzentration des Plasmolitykums im Zellsaft bedeutet. Dieses c beträgt zur halben De-

Bogens Behauptung, die Rückdehnung sei zu %/10 durch aktive, d.h. nichtosmotische Wasseraufnahme bewirkt und nicht durch Zuckerendosmose, ist abzulehnen, so lange nicht erklärt ist, wie dann ein osmotisches Ungleichgewicht zwischen verdünntem Zellsaft und Plasmolytikum entstehen kann, ohne daß die Protoplasten sich infolge osmotischer Wirkung wieder verkleinern. Vgl. Höfler und Url 1957.

plasmolysezeit annähernd $\frac{C-O}{2}$. Daher ist die aus dem Deplasmo-

lysezeitversuch berechnete Konstante P', $P'_d = \frac{120 (C - 0)}{t (C + 0)}$.

In der folgenden Übersicht ist eine Auswahl von derart gewonnenen Permeationskonstanten verschiedener Diatomeen wiedergegeben. Ich stelle die gemessenen Werte der von mir untersuchten Arten streng objektiv nach jahreszeitlicher Folge zusammen.

Gyrosigma acuminatum.

a) aus Moosbrunn (16. Juni).

 $O=0.185 \ mol \ Rohrz.$ $O=0.185 \ mol \ Rohrz.$ $C=0.50 \ mol \ Rohrz.$ $C=0.50 \ mol \ Rohrz.$

t = 60 Min. t = 70 Min. P' = 0.92 P' = 0.78

b) aus der Mineralschwimmschule in Baden (10. November).

O = 0.185 mol Rohrz. O = 0.185 mol Rohrz. O = 0.185 mol Rohrz.

C=0.40 mol Rohrz. C=0.40 mol Rohrz. C=0.20 mol Rohrz.

t = 60 Min. t = 80 Min. t = 18 Min.

P' = 0.73 P' = 0.55

Navicula viridula aus Moosbrunn (November).

O = 0.185 mol Rohrz.

C = 0.50 mol Rohrz.

t = 60 Min. (50% aller Zellen)

P' = 0.92

Navicula hungarica var. capitata aus Moosbrunn (23. April).

O = 0.30 mol Rohrz. O = 0.30 mol Rohrz.

C = 0.50 mol Rohrz. C = 0.50 mol Rohrz.

t = 30 Min. t = 32 Min. P' = 1,00 P' = 0,93

Navicula pygmaea aus der Mineralschwimmschule in Baden (November).

O = 0.24 mol Rohrz. O = 0.24 mol Rohrz.

C = 0.25 mol Rohrz. C = 0.30 mol Rohrz.

t = 19 Min. t = 4 Min. (kriechen nach 17 Std.)

P' = 3,3

```
O = 0.24 \text{ mol Rohrz}.
                                          O = 0.24 \text{ mol Rohrz}.
C = 0.35 \text{ mol Rohrz.}
                                           C = 0.40 \text{ mol Rohrz}.
t = 4.5 \text{ Min.} (nur ein Teil der
                                          t = 20 \text{ Min.}
      Zellen)
P' = 4,9
O = 0.24 \text{ mol Rohrz}.
                                          O = 0.24 \text{ mol Rohrz.}
C = 0.50 \text{ mol Rohrz}.
                                          C = 0.27 \text{ mol Rohrz.}
                                          t = 7 \text{ Min.} (15. Dezember)
t = 15 \text{ Min.} (nur einige Zellen)
P' = 2.8
O = 0.33 \text{ mol Rohrz}. O = 0.33 \text{ mol Rohrz}. O = 0.33 \text{ mol Rohrz}.
C = 0.35 \text{ mol Rohrz}. C = 0.40 \text{ mol Rohrz}. C = 0.40 \text{ mol Rohrz}.
t = 4.5 \text{ Min.}
                            t = 15 Min.
                                                          t = 20 \text{ Min.}
     (9. Jänner)
                                (9. Jänner)
                            P' = 0.77
                                                          P' = 0.57
```

Pinnularia microstauron Bréb. aus der Mineralschwimmschule in Baden.

$$\begin{array}{lll} O=0,27 \; mol \; Rohrz. & O=0,34 \; mol \; Rohrz. \\ C=0,40 \; mol \; Rohrz. & C=0,40 \; mol \; Rohrz. \\ t=15 \; Min. \; (10. \; November) & t=90 \; Min. \; (9. \; Jänner, \; 6 \; Tage \\ nach \; dem \; Einsammeln) \\ P'=1,55 & \end{array}$$

Pinnularia maior aus Moosbrunn (16. Juni).

Nitzschia tryblionella aus der Mineralschwimmschule in Baden (Jänner).

O = 0.24 mol Rohrz. C = 0.40 mol Rohrz. t = 60 Min.P' = 0.5 Nitzschia tryblionella var. levidensis aus der Mineralschwimmschule in Baden (Jänner).

 $\begin{array}{ll} O=0,26 \; mol \; Rohrz. & O=0,26 \; mol \; Rohrz. \\ C=0,40 \; mol \; Rohrz. & C=0,40 \; mol \; Rohrz. \end{array}$

t=35 Min. t=45 Min. (einzelne erst nach 5 Stunden deplasmolysiert)

P' = 0.72 P' = 0.57

Nitzschia filiformis aus der Marienquelle bei Baden (15. Dez.).

 $\begin{array}{lll} O=0.24 \; mol \; Rohrz. & O=0.24 \; mol \; Rohrz. \\ C=0.40 \; mol \; Rohrz. & C=0.40 \; mol \; Rohrz. \\ t=3 \; Min. \; (nur \; einige) & t=25 \; Min. \end{array}$

P' = 10.0 P' = 1.2

Nitzschia hungarica aus der Mineralschwimmschule in Baden.

O = 0.25 mol Rohrz. O = 0.27 mol Rohrz. O = 0.27 mol Rohrz. O = 0.35 mol Rohrz.

t = 75 Min. (Nov.) t = 15 Min. (Dez.) t = 40 Min. (Dez.)

P' = 0.37 P' = 1.03 P' = 0.39

 $O=0,35 \; \mathrm{mol} \; \mathrm{Rohrz}.$ $O=0,35 \; \mathrm{mol} \; \mathrm{Rohrz}.$ $C=0,40 \; \mathrm{mol} \; \mathrm{Rohrz}.$ $C=0,40 \; \mathrm{mol} \; \mathrm{Rohrz}.$

t = 30 Min. (Jänner, 6 Tage nach dem Einsammeln)

t = 45 Min. (Jänner, 6 Tage nach dem Einsammeln)

P' = 0.26 (50% der Zellen)

Anomoeoneis sphaerophora aus der Mineralschwimmschule in Baden (10. November).

O = 0,185 mol Rohrz. (sofort nach dem Einsammeln)

C = 0.2 mol Rohrz.

t = 8 Min. (80% aller Zellen)

O = 0.185 mol Rohrz.

C = 0.20 mol Rohrz.

t = 17 Min. (1 Tag später)

O = 0.185 mol Rohrz.

C = 0.20 mol Rohrz.

t = 23-29 Min. (nach 9 Tagen)

P' = 1,00

```
O = 0.185 \text{ mol Rohrz}.
                                                              O = 0.185 \, \text{mol Rohrz}.
O = 0.185 \,\mathrm{mol}\,\mathrm{Rohrz}.
C = 0.25 \text{ mol Rohrz}.
                               C = 0.25 \text{ mol Rohrz.}
                                                              C = 0.25 \text{ mol Rohrz.}
t = 11 Min.
                                = 21 \text{ Min.}
                                                              t = 30 \text{ Min.}
P' = 2.04
                               P' = 0.85
                                                              P' = 0.59
O = 0.185 \,\mathrm{mol}\,\mathrm{Rohrz}.
                               O = 0.185 \,\mathrm{mol}\,\mathrm{Rohrz}.
                                                              O = 0.185 \,\mathrm{mol}\,\mathrm{Rohrz}.
C = 0.25 \text{ mol Rohrz.}
                               C = 0.25 \text{ mol Rohrz}.
                                                              C = 0.30 \text{ mol Rohrz}.
                                                              t = 120 \text{ Min.} (50\%)
t = 54 \text{ Min.}
                               t = 60 \text{ Min.}
                                                                    aller Zellen)
P' = 0.33
                                                              P' = 0.24
                               P' = 0.30
O = 0.25 \text{ mol Rohrz}.
                                             O = 0.25 \text{ mol Rohrz}.
C = 0.40 \text{ mol Rohrz.}
                                             C = 0.40 \text{ mol Rohrz}.
                                             t = 2 \text{ Std. } 17 \text{ Min. } (\text{einige Zellen})
t = 15 Min. (einige Zellen)
P' = 1.8 (15. Dezember)
                                             P' = 0.20 (15. Dezember)
O = 0.25 \text{ mol Rohrz.}
                                             O = 0.25 \text{ mol Rohrz}.
C = 0.40 \text{ mol Rohrz}.
                                             C = 0.40 \text{ mol Rohrz}.
t = 3 \text{ Std. } 10 \text{ Min. } (20\% \text{ der})
                                             t = 4 Std. (alle übrigen Zellen)
      Zellen)
P' = 0.145 (15. Dezember)
                                             P' = 0.12
O = 0.185 \text{ mol Rohrz}. O = 0.185 \text{ mol Rohrz}.
                                                             O = 0.185 \,\mathrm{mol}\,\mathrm{Rohrz}.
                              C = 0.40 \text{ mol Rohrz.}
                                                              C = 0.40 \text{ mol Rohrz}.
C = 0.30 \text{ mol Rohrz.}
t = 120 \text{ Min.}
                                                              t = 3 \text{ Std.}
                               t = 2.5 \text{ Std.}
                              P'= 0,29 (9. Jänner)
P' = 0.24 (9. Jänner)
                                                             P' = 0.24 (9. Jänner)
Eunotia sp. aus dem Lunzer Untersee (9. August).
O = 0.15 \text{ mol Rohrz}.
C = 0.25 \text{ mol Rohrz}.
t = 30 \text{ Min.}
```

Die Rückdehnungswerte geben kein streng mathematisches Maß der Permeabilitätskonstanten, sie geben aber doch die Größe der Permeabilität ausreichend genau wieder, um allgemeine Schlüsse über die Eigenschaften des Diatomeenplasmas zuzulassen.

Im allgemeinen ist die Permeabilität der Diatomeen für Zucker hoch. Ein strenger Vergleich der einzelnen P'-Werte ist nicht möglich, da die absoluten Größen der Diatomeenzellen sehr stark schwanken. Das Verhältnis $\frac{V}{C}$ ist für

die einzelnen Arten sehr verschieden. Bei kleinen Formen, wie Navicula pygmaea u. a., täuscht die relativ große Oberfläche eine höhere Permeabilität vor. Vergleichbar wären nur die nach Col-

l an der und Bärlund (1933) auf die Einheit der Protoplastenoberfläche reduzierten Werte der Permeabilitätskonstanten des Protoplasmas P, deren Berechnung ich angesichts der schwierigen Zellformen für Diatomeen nicht versucht habe. $P = \frac{V}{O} \cdot P'$, wobei man unter V und O das Volumen bzw. die Oberfläche des Protoplasten versteht.

Neben hochpermeablen Arten, an denen ich hohe P'-Werte gefunden habe, wie Nitzschia filiformis, Navicula viridula, Navicula hungarica, Navicula pygmaea sowie Pinnularia microstauron und Pinnularia maior, gibt es auch einige weniger permeable Formen, wie Nitzschia hungarica und Nitzschia tryblionella. Es kommt auch vor, daß P' innerhalb einer Art stärker schwankt, so bei verschiedenen Pinnularien.

Auffallend ist die Permeabilität von Anomoeoneis sphaerophora. Höfler (1940) hat für diese Form sehr hohe Werte gefunden. Dreimal konnte auch ich eine hohe Permeabilität feststellen, meist war sie aber sehr gering. Es ist dabei zu bedenken, daß diese Form aus den warmen Quellen von Baden stammt und in Wien nach vorheriger Abkühlung auch bei viel niedrigeren Temperaturen untersucht worden ist. Es dürfte sich bei meinen Beobachtungen um eine Permeabilitätshemmung der thermophilen Form durch die winterliche Kälte handeln (Legler 1941 a). Auf die Beziehung zwischen Temperatur und Permeabilität hat Höfler (1942) im Zusammenhang mit den spezifischen Permeabilitätsreihen hingewiesen. Anomoeoneis scheint eine sehr wärmebedürftige, thermophile Form zu sein. Höfler (1942) hat in der Wärme hohe Zuckerpermeabilität beobachtet, während die Plasmolyse in der Kälte nicht zurückging. Quantitative Versuche, die sich die Abhängigkeit der Permeabilität von der Temperatur und der thermischen Vorgeschichte des Untersuchungsmaterials zum Ziele setzen, bleiben noch auszuführen.

Bei ganz schwacher Hypertonie verzögert sich oft der Plasmolyserückgang. Doch handelt es sich dabei um eine komplexe Erscheinung. Auf die anomalen isotonischen Koeffizienten kann hier nicht eingegangen werden (Fitting, 1919). Freilich vertragen nur resistentere Formen, wie Navicula hungarica und Navicula viridula die stärkeren Plasmolysegrade. Bei Pinnularia microstauron, Nitzschia hungarica und Navicula pygmaea beobachtete ich ein Sinken der Permeabilität bei zunehmendem osmotischem Werte. Mit zunehmender Konzentration des Plasmolytikums kommt es, wie Höfler (1940) gezeigt hat, vielfach zu einer Hemmung der Zuckerpermeabilität. Im Plasmolyseverlauf kommt diese Hem-

mung dadurch zum Ausdruck, daß die Plasmolyse stecken bleibt und der Protoplast gewissermaßen in einem Erstarrungszustand weiterhin verharrt. Diatomeen, die erst eine Woche nach dem Einsammeln untersucht wurden, ergaben mir gelegentlich viel niedrigere P'-Werte als frischgesammeltes Material, so z. B. Anomoeoneis sphaerophora, Pinnularia microstauron und Nitzschia hungarica.

V. Harnstoffpermeabilität.

Im Vergleich zur hohen Zuckerpermeabilität der Diatomeen ist die Durchlässigkeit des Plasmas für Harnstoff gegenüber anderen Pflanzen nicht in demselben Maß erhöht. Marklund (1936) macht die überraschende Beobachtung, daß bei *Melosira* sp. die Permeationskonstante P' für Harnstoff nur 3,8 betrug gegenüber der Permeationskonstanten für Rohrzucker P' = 0,55. Das Verhältnis beider Werte $\frac{H}{Z}$ (Harnstoff zu Zucker) beträgt daher

nur 6,9 1, d. h. der Harnstoff permeiert nur annähernd 7mal so schnell wie Rohrzucker, während jenes für alle vorher bekannten Zellen bei weitem zugunsten des Harnstoffes verschoben ist. E l o (1937) bestimmte für *Licmophora oedipus* eine Permeationskonstante P' für Harnstoff mit 2,9 und für Rohrzucker 1,4. Zum Vergleich seien kurz einige P'-Werte anderer niederer Pflanzen, höherer Wasser- und Landpflanzen angeführt:

Bacterium paracoli (Elo, 1937) H:Z=39:1; Zygnema cyanosporum (Marklund, 1936) H: Z = 88 1; Spirogyra sp. (Elo, 1937) Chara ceratophylla (Coll. und Bärl., 1933) H: Z = 1961: H: Z = 130 1; Elodea densa (Marklund, 1936) H: Z = 223:1; Lemna minor (Marklund, 1936) H:Z = 788 1; Taraxacum officinalis (Hofmeister, 1935) H: Z = 165 1; Majanthemum bifolium (Höfler, 1934) H:Z=92 1; Gentiana Sturmiana (Höfler, 1942) H:Z = 2000:1. Die meisten Lebermoose besitzen, wie Pecks i e d e r (1947) feststellen konnte, recht geringe Harnstoffpermeabilität (P' = 0,1-0,02); nur Chiloscyphus pallescens und Ch. rivularis wichen durch ihre hohen Harnstoffpermeabilitätswerte (P' = 8,13) stark ab. Krebs (1952) fand für verschiedene Desmidiaceen niedrige P' für Harnstoff, z. B. für Closterium striolatum P'=0.35; nur einige Arten, wie Closterium gracile und Netrium digitus zeigten höhere P'-Werte (2.0 bzw. 2,46).

Im allgemeinen wird Harnstoff von den Diatomeen nicht so gut vertragen wie Zucker. Doch lassen sich in vielen Fällen noch plasmometrische Untersuchungen anstellen, ohne Gefahr zu laufen, es könnten sich die gefundenen Werte auf ein geschädigtes Plasma

beziehen. Als normal darf eine Permeabilität angesehen werden, wenn die Rückdehnung der Protoplasten bis zur Deplasmolyse weitergeht und wenn im Verlauf des Versuches keine Erhöhung derselben stattfindet. Es ist mir allerdings nie gelungen, Diatomeen länger als ein bis zwei Tage in der Harnstofflösung lebend und ohne Schädigung zu halten. Die ersten sichtbaren Veränderungen traten an den Chromatophoren auf. Sie waren oft vergleichbar den von Plaß (1943) studierten Plastidenanomalien nach NH₃-Behandlung. Da Messungen über Harnstoffpermeabilität in der Diatomeenliteratur noch spärlich sind, gebe ich einige Versuche hier ausführlich wieder. Die Permeationskonstante P' wurde wie bei der Bestimmung der Zuckerpermeabilität nach der bekannten Hofmeisterschen Gleichung P' = $\frac{120(C-O)}{t(C+O)}$ berechnet, wobei C

die Konzentration des Plasmolytikums, O der osmotische Wert der Zelle und t die Deplasmolysezeit bedeutet. Es folgen Versuchsergebnisse.

Gyrosigma acuminatum aus den Wassergräben bei Moosbrunn (Juni, 25° C). O = 0,185, C = 0,8 mol Harnstoff.

Zelle 3:

$$h = 33, b = 6$$

Plasmolyseeintritt nach 10—15 Sekunden: Abhebung des Protoplasten an den Enden.

 $l_6 = 31$. $l_7 = 33$ (Deplasmol.), Chromatophoren wie zu Beginn des Versuches; deutliche Tonoplasten.

Alle drei Zellen ließen sich nach erfolgter Deplasmolyse in Harnstoff noch mit einer einmolaren Rohrzuckerlösung plasmolysieren.

Zelle 4. Standort wie oben (April, 19°C). (Osmotische Wertbestimmung wurde nicht durchgeführt.)

C = 0.80 mol Harnstoff, h = 37, b = 6

Cymbella lanceolata aus Moosbrunn bei Wien (April, 19°C). O = 0.25, C = 0.4 mol Harnstoff

Zelle 1.

Alle übrigen Zellen sind nach längstens 15 Minuten deplasmolysiert und leben. Bei den meisten Zellen ist der Chromatophor etwas verkürzt, nur in einer Zelle reicht er bis in die Zellenden.

$$P' = 1.8$$

Zelle 2.

Navicula oblonga aus Moosbrunn (April, 190C).

```
O = nicht bestimmt; C = 0.8 mol Harnstoff
h = 76, b = 8,1
                                                t_5 = 27 \text{ Min.}
t_1 = 17 \text{ Min.}
                                 l_1 = 60
                                                                                  l_5 = 70
                                                 t_6 = 29 \text{ Min.}
t_2 = 21 \text{ Min.}
                                 \bar{l_2} = 65
                                                                                  l_{6} = 72
t_3 = 25 \text{ Min.}
                                 l_3 = 68
                                                t_7 = 31 \text{ Min.}
                                                                                  l_{7} = 73
t_a = 26 \text{ Min.}
                                 l_4 = 69
                                                t_0 = 33 \text{ Min.}
                                                                               l_{R} = 74
                                                                         (Deplasmol.)
```

Navicula cuspidata aus Moosbrunn (April, 190C).

```
O = nicht bestimmt, C = 0,8 mol Harnstoff
h = 30, b = 10
t_1 = 23 \text{ Min.}
                                     l_1 = 17,5
                                                     t_{6} = 32 \text{ Min.}
                                                                                            l_{\rm s} = 20
t_2 = 28 \text{ Min.}
                                     \bar{l_2} = 18
                                                      t_7 = 33 \text{ Min.}
                                                                                            l_{2} = 20,5
                                     l_3^2 = 18.5 t_8 = 36 Min.
t_3 = 29 \text{ Min.}
                                                                                            l_8 = 22
                                     t_{4} = 19 t_{9} = 38 \text{ Min.}

t_{5} = 19,5 t_{10} = 39 \text{ Min.}
t_4 = 31 \text{ Min.}
                                                                                            l_{\mathbf{q}} = 26
t_{\kappa} = 31,5 \text{ Min.}
                                                                                         l_{10} = 30
                                                                                  (Deplasmol.)
```

Die Chromatophoren sind nach der Deplasmolyse noch nicht rückgedehnt, sondern verharren in ihrer verkürzten Form.

Es sei noch kurz das Verhalten von Eunotia arcus, E. pectinalis und E. lunaris des Lunzer Untersees gegenüber Harnstoff erwähnt. Die einzelnen untersuchten Arten scheinen sich in dieser Beziehung nicht zu unterscheiden. In 0,27 mol Harnstoff betrug die Deplasmolysezeit für einzelne Zellen 7 Minuten, für andere 10 Minuten. Die Permeationskonstante P' berechnet sich daraus 2,6 bzw. 1,78. Auch in 0,3 mol Harnstoff war die Plasmolyse nach 7—10 Minuten beendet. Die P'-Werte betragen in diesem Falle 3,4 bzw. 2,4. In 0,35 mol Harnstoff wichen die P'-Werte für die einzelnen Zellen schon mehr voneinander ab. So fand ich für einige Zellen mit der Deplasmolysezeit von 6 Minuten einen P'-Wert von 5,45, während er für die übrigen Zellen mit der durchschnittlichen Deplasmolysezeit von 12 Minuten 2,7 betrug.

Schon aus den wenigen Untersuchungen kann man ersehen, daß auch bei den Diatomeen jahreszeitliche Schwankungen der Harnstoffpermeabilität bestehen. Schon der Plasmolyserückgang setzt im Sommer schneller ein als im Frühjahr; dementsprechend ist auch der Ablauf der Deplasmolyse im Frühjahr ein langsamerer als im Sommer und diese auch später beendet. So permeiert der Harnstoff in Gyrosigma acuminatum aus Moosbrunn im April viel langsamer als in den heißen Junitagen. Wieweit im einzelnen solche Unterschiede temperaturbedingt sind und wieweit ein jahreszeit-

licher Zyklus vorliegt, muß erst noch eingehender untersucht werden. Schwankungen der Harnstoffpermeabilität hat bereits Fitting (1919) an Rhoeo nachgewiesen.

Für die Größe der Harnstoffpermeabilität spielt neben der Temperatur auch das Alter der Zellen eine Rolle. Marklund (1936) und Pecksieder (1947) haben sich damit genauer befaßt. Die Untersuchung der entsprechenden Verhältnisse bei den Diatomeen steht noch aus.

Auch eine Erstarrung während der Deplasmolyse, wie sie in Zuckerlösungen auftritt, gibt es in Harnstofflösungen. Ich konnte diese Erscheinung an Cymatopleura solea und Pinnularia viridis aus Moosbrunn feststellen. Sowohl die deplasmolysierten wie die erstarrten Zellen leben nicht mehr sehr lange. Nach einigen Stunden werden sie durch die Harnstofflösung weitgehend verändert. Das Steckenbleiben der Plasmolyse während der Rückdehnung, die Erstarrung, erweist sich somit als ein pathologischer Vorgang.

Kriechbewegungen habe ich nach Deplasmolyse in Harnstoff nur bei Navicula cryptocephala beobachten können, während sie in Zuckerlösung sehr häufig wiederkehren. Das Material wurde im April in Moosbrunn gesammelt. Nach der Deplasmolyse in einer 0,4 molaren Harnstofflösung führten eine Zelle nach 2¹/₂ Minuten, drei Zellen nach 4 Minuten, sechs Zellen nach 7¹/₂ Minuten und alle übrigen Zellen nach 10 Minuten Kriechbewegungen aus. Nach 3 Stunden kriechen noch alle Zellen. In einer 0,5 molaren Harnstofflösung kriecht die erste Zelle nach 5 Minuten, in einer 0,6 molaren Lösung nach 7¹/₂ Minuten. In einer 0,8 molaren Harnstofflösung beginnen manche Zellen nach 8 bis 20 Minuten zu wackeln. Nur eine einzige Zelle kriecht nach 40 Minuten. In 1,0 mol Harnstoff fand ich keine Zelle, bei der die Eigenbewegung wiedergekehrt wäre. Navicula cryptocephala ist eine besonders resistente Art, die sich auch dank ihrer Häufigkeit für verschiedene zellphysiologische Versuche gut eignet.

Aus der Tatsache, daß ich Kriechbewegungen nach Deplasmolyse in Harnstoff nur bei Navicula cryptocephala beobachten konnte, darf man allein noch nicht schließen, daß die anderen Arten, die ihr Bewegungsvermögen nicht mehr erlangten, deshalb schon pathologisch veränderte Permeabilität besitzen.

Wenn man das Verhältnis der Harnstoffpermeabilität zur Zuckerpermeabilität der wenigen von mir untersuchten Arten bestimmt, so findet man ähnliche Werte, wie sie Marklund (1936) für Melosira gefunden hat. Das Verhältnis $\frac{H}{Z}$ beträgt für

Eunotia im Durchschnitt 3:1 und für Gyrosigma acuminatum 5 1.

VI. Wasserpermeabilität.

Meine Beobachtungen über Wasserpermeabilität bei den Diatomeen haben naturgemäß nur orientierende Bedeutung und sollen einer späteren speziellen Studie keineswegs vorgreifen.

Ich zeichnete die Umrisse der Protoplasten innerhalb der Zelle und bestimmte statt des Verhältnisses von Protoplastvolumen zu Zellvolumen bloß das jeweilige Flächenverhältnis der Projektionsbilder, welche ich mit Hilfe eines Planimeters ermittelte. Die Fehlermöglichkeiten des Verfahrens liegen auf der Hand. Zur orientierenden Konstantenermittlung verwendete ich daher nur solche ausgewählte Versuche, bei denen sich die gewonnenen Plasmolysegradwerte in eine einigermaßen stetige Kurve einfügen. Wo die Versuche so klar verliefen, kann in der Tat aus der Eintrittsgeschwindigkeit der Plasmolyse auf die Wasserpermeabilität des Plasmas geschlossen werden und auch solche erste orientierende Versuche sind nicht ohne Bedeutung.

Man erkennt, daß die Plasmolyse bei den Diatomeen sehr schnell eintritt und die Wasserpermeabilität des Plasmas sicherlich hoch ist. Nach Höfler (1930) erhält man die Eintrittskonstante k wie folgt:

$$k = \frac{1}{C(t_2 - t_1)}(y_1 - y_2 + G \ln \frac{y_1 - G}{y_2 - G}),$$

wobei C die Konzentration des Diosmotikums, y₁ und y₂ die zur Zeit t₁ und t₂ herrschenden Plasmolysegrade und G der Endgrad der Plasmolyse im Gleichgewicht mit der Außenlösung bedeutet.

Die grundsätzliche Schwierigkeit bei der Anwendung der Methode auf die Diatomeen liegt nun darin, daß sich diese je nach der Höhe der Zuckerpermeabilität wieder ausdehnen und daher ein Gleichgewichtsgrad der Plasmolyse nicht bestimmt werden kann. Wenn ich daher meine Werte statt auf den Endgrad auf einen Plasmolysegrad, der sich nach wenigen Minuten ergibt, beziehe, so bleiben die k-Werte zu hoch. Vergleichbare Werte wurden von Huber und Höfler (1930) für andere Algen wiedergegeben; so z. B. für Spirogyra k = 0.36/GM Rohrz., für Zugnema k = 3-6/GM Traubz. und für Rotalgen k = durchschnittlich 1. Len k (1956) fand bei Spirogyren $k_E = 0.05-1.8$, für Mougeotia scal. $k_E = 0.1$ und für Zygnema sp. $k_E = 0.39-0.47$. Zahlreiche Messungen teilt See man n (1950 a, b, 1953) mit.

Im folgenden werden nur einige ausgewählte Versuchsprotokolle wiedergegeben.

```
Versuch 1.
```

Nitzschia tryblionella aus der Mineralschwimmschule Baden bei Wien. (14. Jänner, 17,2°C)

C = 0.40 mol Rohrz.

 $t_1 = 30 \text{ Sek}.$ $y_1 = 1$ (Plasmolyseeintritt)

 $t_2 = 45 \text{ Sek.} \dots y_2 = 0.66$

 $t_3 = 1 \text{ Min. } 30 \text{ Sek. } \dots \text{ } y_3 = G = 0.61$

Aus y_1 und y_2 ergibt sich k = 15.9

Versuch 2. Material wie im Versuch 1 (18°C).

C = 0.40 mol Rohrz.

 $t_4 = 2 \text{ Min.}$ $y_4 = 0.58$ $y_5 = G = 0.49$ $y_4 = 0.58$ $t_5 = 3 \text{ Min.}$

Aus y_1 und y_4 ergibt sich k = 2.5

Versuch 3. Material wie im Versuch 1 (18°C).

C = 0.40 mol Rohrz.

 $t_1 = 20 \text{ Sek}.$ $y_1 = 1$ (Plasmolyseeintritt)

 $y_2 = 0.88$ $t_0 = 40 \text{ Sek}$. $t_3 = 50 \text{ Sek}.$ $y_3 = 0.77$ $y_4 = 0.64$

 $t_4 = 70 \text{ Sek.}$. . . $y_4 = 0.64$ $t_5 = 1 \text{ Min. } 30 \text{ Sek.}$. $y_5 = G = 0.6$

Aus y_1 und y_3 ergibt sich k = 3.71

Versuch 4. Material wie im Versuch 1 (17,2°C).

C = 0.40 mol Rohrz.

 $y_1 = 0.91$ $t_1 = 15 \text{ Sek}$.

 $t_0 = 20 \text{ Sek}$. $y_2 = 0.84$

 $y_3 = 0.75$ $t_3 = 30 \text{ Sek}.$

 $t_4 = 2 \text{ Min.}$ $y_4 = G = 0.70$

Aus y_1 und y_2 ergibt sich k = 11Aus y_1 und y_3 ergibt sich k = 11,6

Versuch 5. Material wie im Versuch 1 (18,6°C).

C = 0.40 mol Rohrz.

 $y_1 = 0.94$ $t_1 = 30 \text{ Sek}$.

 $t_4 = 1 \text{ Min. } 30 \text{ Sek.} \quad . \quad y_4 = G = 0,675$

Aus y_1 und y_3 ergibt sich k = 4.7

Versuch 6. Material wie im Versuch 1 (18°C).

C = 0.50 mol Rohrz.

 $t_1 = 30 \text{ Sek}$. $y_1 = 1$ (Plasmolyseeintritt)

 $t_2 = 45 \text{ Sek}.$ $y_2 = 0.75$ $v_3 = G = 0.57$ $t_3 = 1 \text{ Min.}$

Aus y_1 und y_2 ergibt sich k = 5.9

VII. Zusammenfassung.

An fast 60 Diatomeenarten wurden osmotische Wertbestimmungen nach der grenzplasmolytischen Methode durchgeführt. Die Höhe der osmotischen Überwerte gegenüber dem Standortwasser schwankt in relativ engen Grenzen: 0.08-0.37 mol Rohrzucker. meist aber 0,15—0,30 mol Rohrzucker, das sind 4—8 Atmosphären.

Es konnten stenoosmotische Arten, jedoch keine eurvosmotischen, wohl aber Übergangsformen zwischen beiden festgestellt

werden.

Jahreszeitliche Schwankungen wurden beobachtet: meist fallen die Maxima der osmotischen Werte in den Spätherbst oder Winter, seltener in den Sommer oder in das Frühjahr. Thermophile Diatomeen aus schwefelhaltigen Thermen und Formen aus Salzwässern unterschieden sich von den übrigen Formen nicht wesentlich. Teilungsstadien besitzen etwas niedrigere osmotische Werte als die Ruhestadien der gleichen Art.

Bei ansteigenden Konzentrationen über 0,23 mol Rohrz. wird die Rückdehnung der Plastiden nach der Deplasmolyse immer

mehr gehemmt.

Die Plasmolyse in Zucker wird im allgemeinen sehr gut vertragen. Die Zellen kriechen nach erfolgter Deplasmolyse wieder. Die Zuckerpermeabilität wurde aus der Rückdehnungsgeschwindigkeit der Protoplasten während der Deplasmolyse bestimmt. Im allgemeinen liegt sie hoch (P' = 0.3 - 3 - 10). Doch kann man hochund weniger permeable Formen unterscheiden. Ein strenger Vergleich der P'-Werte ist nicht möglich, weil eine relativ große Oberfläche kleiner Zellen eine hohe Permeabilität vortäuschen kann. Die vergleichbaren P-Werte nach Collander und Bärlund (1933) wurden infolge der schwierigen Zellformen nicht berechnet

Harnstoff wird von den Diatomen höchstens ein bis zwei Tage schadlos vertragen. Aus dem Plasmolyseverlauf ergeben sich Permeationskonstanten P'=2-5. Wie in Zucker so ist auch in Harnstoff öfters Erstarrung während der Deplasmolyse feststellbar, die aber hier ausgesprochen pathologischen Charakter hat. Kriechbewegungen nach Deplasmolyse konnten nur bei der resistenten Navicula cryptocephala, z. B. in 0,40 mol Harnstoff, nach 2,5 bis 3 Stunden festgestellt werden. Das Verhältnis der Permeabilität für Harnstoff zu der für Zucker beträgt nach meinen Befunden für Eunotia durchschnittlich 3 1, für Gyrosigma acuminatum 5:1.

Orientierende, nach vereinfachtem Verfahren durchgeführte Untersuchungen ergaben eine hohe Wasserpermeabilität der Diatomeen. So wurden z. B. für Nitzschia tryblionella k-Werte von 2,5—15,9 (bei Plasmolysierung in 0,4 mol Rohrz, in Standortwasser) gefunden. Die tatsächlichen Werte liegen etwas tiefer, da die hohe Zuckerpermeabilität bei der Messung unberücksichtigt blieb.

Literaturverzeichnis.

Bauer, L., 1938, Über das Verhalten der Diatomen in hyper- und hypotonischen Medien. Arch. f. Prot., 91, 267.

Bärlund, H., 1929, Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von Rhoeo

discolor. Acta bot. Fenn., Bd. 5 S. 1.

- Bogen, H. J., 1956 a, Nichtosmotische Aufnahme von Wasser und gelösten Anelektrolyten, Ber. d. D. Bot. Ges. 69, 20%.
- 1956 b. Die Aufnahme der Anelektrolyte, Ruhlands Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. II, Allgemeine Physiologie der Pflanzenzelle, 230. - 1956 c. Objekttypen der Permeabilität, Ruhlands Handbuch der Pflanzen-

physiologie, Bd. II Allgemeine Physiologie der Pflanzenzelle, 426,

— und Follmann, G., 1955, Osmotische und nichtosmotische Stoffaufnahmen bei Diatomeen. Planta 45, 125. Cholnoky, B.v.. 1928, Über die Wirkung von hyper- und hypotonischen

Lösungen auf einige Diatomeen. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiologie, 19, 452.

- 1935, Plasmolyse und Lebendfärbung bei Melosira. Protoplasma, 22, 161. — und Höfler, K., 1927, Plasmolyse und Bewegungsvermögen der Diatomee Amphiprora paludosa, Protoplasma 38, 155,

Collander, R., 1933, Permeabilitätsstudien an Chara ceratophylla. II. Die

Permeabilität für Nichtelektrolyte, Acta bot, Fenn., Bd. 11, 2.

— und Bärlund, H., 1926, Über die Protoplasmapermeabilität von Rhoeo discolor. Soc. Scient. Fenn. Comment. Biol., Bd. 2, Nr. 9. Elo. J. e., 1937, Vergleichende Permeabilitätsstudien, besonders an niederen

Pflanzen, Annal. bot. Soc. Zool.-Bot. Bonn. Bd. 8. Nr. 6/1.

Fischer, H., 1952. Über das Verhalten einiger Wattdiatomeen in hypertonischen Lösungen, Ber. d. D. Bot. Ges., 65, 218.

Fitting, H., 1919. Untersuchungen über die Aufnahme und über anomale osmotische Koeffizienten von Glyzerin und Harnstoff, Jahrb. f. wiss. Bot., **59**, 1.

Höfler, K., 1930. Über Eintritts- und Rückgangsgeschwindigkeit der Plasmolvse und eine Methode zur Bestimmung der Wasserpermeabilität

des Protoplasten, Jahrb, f. wiss, Bot., 73 300.

- 1934. Permeabilitätsstudien an Stengelzellen von Majanthemum bifolium. (Zur Kenntnis spezifischer Permeabilitätsreihen I.) Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., I. Abt., 1'3, 213.

- 1940. Aus der Protoplasmatik der Diatomeen, Ber. d. Deutsch, Bot. Ges..

58. 97.

- 1942. Unsere derzeitige Kenntnis von den spezifischen Permeabilitätsreihen. Ber. d. D. Bot. Ges., 60, 179.

- Höfler, K., 1943, Über Fettspeicherung und Zuckerpermeabilität einiger Diatomeen und über Diagonalsymmetrie im Diatomeenprotoplasten, Protoplasma **38**, 71.
- 1956. Zellphysiologische Studien an Meeresalgen, Ber. d. D. Bot. Ges., 1956, **69**, 301.
- und Legler, F., 1940, Über die Salzresistenz einiger Diatomeen aus dem Franzensbader Mineralmoor, Beih, z. Bot. Zentralbl. 60, Abt. A, 327,
- -- und Url. W., 1957. Kann man osmotische Werte plasmolytisch bestimmen? Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 70.
- Url, W., und Diskus, A., 1956, Zellphysiologische Versuche und Beobachtungen an Algen der Lagune von Venedig, Boll, Mus, Civ. Venezia. IX, 1956.
- Hofmeister, L., 1935, Verschiedene Permeabilitätsreihen bei einer und derselben Zellsorte von Ranunculus repens. Jb. f. wiss. Bot., 86, 401.
- 1942, Die Permeabilität pflanzlichen Protoplasmas für Anelektrolyte. Tabulae Biologicae, Vol. XIX, P. 2, 263.
- 1948, Über Permeabilitätsbestimmung nach der Deplasmolysczeit, Sitzb. d. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., v. 24. 6. 1948.
- Huber, B., und Höfler, K., 1930, Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jahrb. f. wiss. Bot. 73, 351.
- Kolbe, R.W., 1932, Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. Ergeb. d. Biol., 8, 267.
- Krebs, I. 1952, Beiträge zur Kenntnis des Desmidiaceen-Protoplasten. III. Permeabilität für Nichtleiter, Sitzb. d. öst. Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. 1, 161, 291.
- Legler, F., 1941a, Zur Algenflora des Badener Schwefelschlamms. Der Badneologe, Jg. 8, 161.
- 1941 b, Zur Ökologie der Diatomeen burgenländischer Natrontümpel. Sitzb. d. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Kl. Abt. I, 150, 45.
- und Schindler, H., 1939, Zentrifugierungsversuche an Diatomeenzellen. Protoplasma 33, 469.
- Lenk, I., 1956, Vergleichende Permeabilitätsstudien an Süßwasseralgen (Zygnemataceen und einige Chlorophyceen), Sitzb. d. öst, Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. 1. 165, 173.
- Marklund, G., 1936, Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. Acta bot. Fenn., Bd. 18, 1.
- Müller, O., 1889, Durchbrechungen der Zellwand in ihren Beziehungen zur Ortsbewegung der Bacillariaceen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 7, 170.
- Oltmann, F., 1922, Morphologie und Biologie der Algen, 2, Aufl., Bd. 1, Jena.
- Pecksieder M. E., 1947, Permeabilitätsstudien an Lebermoosen. Sitzb. d. öst. Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl. Abt. 1, 156, 521.
- Plass, H., 1943. Zur Pathologie der Diatomeenplastiden, H. Aufquellung durch Ammoniak, Protoplasma, 37, 189.
- Seemann, F., 1950. Zur CH-Abhängigkeit der Wasserpermeabilität des Protoplasmas, Protoplasma, Bd. 39, 147.
- -- 1950, Der Einfluß der Wärme und UV-Bestrahlung auf die Wasserpermeabilität des Protoplasmas, Protoplasma, Bd, 39, 535.
- 1953, Der Einfluß von Neutralsalzen und Nichtleitern auf die Wasserpermeabilität des Protoplasmas, Protoplasma, Bd. 42. 109.
- Will-Richter. G., 1949, Der osmotische Wert der Lebermoose. Sitzb. d. öst. Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. 1, 158, 431.